

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

EVOLUCIJA ENDOTERMIIJE
THE EVOLUTION OF ENDOTHERMY
SEMINARSKI RAD

Lucija Abramović
Preddiplomski studij biologije
(Undergraduate Study of Biology)
Mentor: izv.prof.dr.sc. Zoran Tadić

SADRŽAJ

UVOD.....	1
GLAVNI DIO.....	3
FIZIOLOŠKE RAZLIKE ENDOTERMNIH I EKTOTERMNIH	
ORGANIZAMA.....	3
MEHANIZMI TERMOGENEZE U TKIVIMA	4
ZNAČAJ FOSILNIH OTKRIĆA	5
PITANJE TORPORA	6
HIPOTEZE NASTANKA ENDOTERMIJE I TROFAZNI MODEL	7
ZAKLJUČAK	12
LITERATURA.....	13
SAŽETAK.....	14
SUMMARY	14

UVOD

Endotermija je dobivanje toplinske energije pomoću metaboličkih procesa u živom tkivu, dakle izvor topline i regulacija iste „iznutra“. Dvije skupine kralježnjaka smatramo endotermnima, to su sisavci i ptice. Oni u svom aktivnom stanju proizvode toplinu i održavaju temperaturu svog tijela u vrlo uskom rasponu tj. u gotovo konstantnoj vrijednosti. Ostale skupine životinja, gmazovi, vodozemci, ribe i svi beskralježnjaci, smatraju se ektotermnima jer svoju toplinsku energiju dobivaju iz okoliša. Njima pri tome uvelike pomažu određeni načini ponašanja kao što su sunčanje za primanje topline i sklanjanje u sjenu ili pod zemlju za hlađenje. Ono što je karakteristično jest što temperatura ektotermnih organizama uvelike ovisi o temperaturi okoliša te ju ne mogu uvelike premašiti svojom tjelesnom temperaturom, dok je u endotermnih organizama to česta situacija.

Naravno, postoje iznimke i moguće je vidjeti endotermne značajke u ektotermnih organizama i obrnuto. Ženke vrste udava *Morelia spilota* pokazuju endotermnost pri inkubaciji jaja. Nakon jutarnjeg sunčanja, čime povisuju svoju tjelesnu temperaturu, vraćaju se svojim jajima i počinju održavati i proizvoditi toplinu drhtanjem. U ovih zmija drhtanje čine kontrakcije mišića duž kralježnice čija aktivnost stvara jedan dio topline endotermno (Grigg et al. 2005). Lokalna termogeneza, tj. proizvodnja toplinske energije je prisutna u riba sabljarki i vrste *Gasterochisma melampus*, u tkivu oko očiju nastalom od očnih mišića koji termogenezom poboljšavaju vid ovih riba (Nowack et al. 2017). Isto tako, tune mišićnom aktivnošću povisuju svoju tjelesnu temperaturu endotermno. Što se tiče endotermnih organizama, ptica trkačica *Geococcyx californianus* se ujutro sunča nakon što joj se tjelesna temperatura tijekom noći spusti za 4 °C (Ruben 1995). Veliki broj sisavaca ulazi u torpor, letargično stanje popraćeno znatnim padom tjelesne temperature koje može trajati nekoliko sati. *Pseudantechinus macdonnellensis*, vrsta predatornog tobočara, nakon torpora noću i nakon buđenja, se sunča na jutarnjem suncu, prije nego što počne svoje dnevne aktivnosti (Grigg, Beard, and Augee 2005).

Uz navedene i druge iznimke, kako se uopće za sisavce i ptice može reći da su pravi endotermni organizmi? Sisavci i ptice, za razliku od pripadnika drugih skupina koji jednim dijelom pokazuju endotermiju, proizvode tjelesnu toplinu pri odmoru pomoću visceralnog i mišićnog tkiva, a ne samo radom mišića ili tkiva nastalog od mišića, kao što to čine ektotermi (Nespolo et al. 2011). Konstantna i visoka temperatura tijela endoterma je dobar uvjet za brže

odvijanje enzimskih reakcija u tijelu, povećanje kompleksnosti živčanog sustava i veću stopu reprodukcije u usporedbi s gmazovima iste veličine (Nespolo et al. 2011).

Navedene dugoročne prednosti, ograničene su trenutnim zahtjevima za većim unosom energije, pa tako gmaz unosi samo petinu energije koju sisavac slične veličine mora unijeti za opstanak (Nespolo et al. 2011). Koje su to velike razlike koje odvajaju ptice i sisavce od ostalih skupina životinja a posebice gmazova koji su krajem Perma bili njihovi predci? Što je potaklo tok evolucije k energetski zahtjevnijem metabolizmu? U idućim poglavljima slijedi opis fizioloških razlika današnjih endoterma i ektoterma te hipoteze o nastanku endotermije zajedno sa paleontološkim nalazima.

GLAVNI DIO

FIZIOLOŠKE RAZLIKE ENDOTERMNIH I EKTOTERMNIH ORGANIZAMA

Kao što je u uvodu rečeno, sisavce i ptice od ektotermnih organizama odvajaju visoke bazalne metaboličke stope visceralnog tkiva. To znači da je visceralno tkivo aktivnije ali i da troši veću količinu kisika pri odmoru životinje te isto tako ovo tkivo zauzima i veći maseni udio u tijelu endoterma. Maseni udio visceralnih organa i potrošnja kisika su uspoređeni u miša (*Mus*) i bradate agame (*Amphibolurus*). U bradate agame je maseni udio 5.3 % dok je u miša to 10%. Isto tako metaboličke aktivnosti tkiva sisavaca su veće nego u gmazova, što je potvrđeno *in vitro* inkubacijom dijela jetre, bubrega i srca štakora (*Rattus*) i bradate agame pri temperaturi od 37°C što je dalo da tkiva štakora konzumiraju otprilike 4,3, 3,8 i 1,6x više kisika od agame. Zanimljiva je činjenica da ljudi 70% svoje tjelesne topline dobivaju iz visceralnog tkiva čiji je maseni udio u tijelu 8% (Ruben 1995). Prosječne temperature tijela sisavaca su 30- 40°C, a ptica su 35- 45°C, što je velika razlika u odnosu na temperaturu okoliša umjerenih i hladnih klimatskih područja (Clarke and Pörtner 2010). Hipotalamus u gmazova, sisavaca i ptica djeluje kao glavni „termostat“ te u gmaza *Dipsosaurus* pomoću pirogena može povisiti temperaturu sa 37 na 39.6°C (Ruben 1995).

Osim većeg masenog udjela metabolički aktivnijih visceralnih organa, današnji sisavci i ptice imaju veći maseni udio mišića oksidativnog tipa od gmazova, čak 30-60%. Ova vrsta mišića sudjeluje u dugotrajnim aerobno-podržanim aktivnostima, zasnovanih na izdržljivosti. Letni mišići ptica letačica su također ovog tipa (Ruben 1995). Letni mišići ptica imaju vrlo visoku metaboličku stopu, te pomoću lipaza metaboliziraju masne kiseline puno učinkovitije od sisavaca. Do 95% energije za rad mišića ptice dobivaju metabolizmom masti, uočeno je da transgenski miševi sa povećanom ekspresijom gena za lipazu bolje podnose hladnoću (Nowack et al. 2017). Gmazovi imaju mnogo manje mišića oksidativnog tipa te nisu u stanju „natjecati“ se sa sisavcima i pticama u izdržljivosti, pogotovo što se tiče leta ptica. S druge strane maksimalna metabolička stopa koja uključuje anaeroban metabolizam pri najintenzivnijim i kratkotrajnim aktivnostima tipa šprintanja, vrlo je slična u ptica, sisavaca i gmazova. Ova stopa je slična jer su za takvu vrstu aktivnosti zaslužni tzv. bijeli mišići koji imaju brze kontrakcije, ali energiju dobivaju anaerobno te nisu izdržljivi. (Ruben 1995).

Povišene potrebe za kisikom pravih endoterma može zadovoljiti jedino četverodijelno srce, koje je nastalo ventrikularnom septacijom trodijelnog srca za koje se smatra da je nastalo konvergentno u sisavaca i ptica. Četverodijelno srce razdvaja oksigeniranu od deoksigenirane krvi i omogućuje povišen krvni tlak potreban za povećanje brzine toka viskoznije krvi visokog hematokrita, učinkovitije ultrafiltracije u bubrezima i učinkovitije dovodnje krvi u mišiće (Lovegrove 2017). Osim četverodijelnog srca sisavci i ptice imaju jače vaskularizirana pluća u usporedbi s većinom gmazova koji imaju trodijelno srce (osim krokodila npr.). Pluća ptica su najučinkovitija, čak duplo učinkovitija u ekstrakciji kisika iz zraka od sisavaca te imaju veći udisajni volumen. Isto tako udarni volumen srca i arterijski tlak ptica viši je nego u sisavaca a imaju i eritrocite s jezgrom. Sisavci imaju lijevi aortni luk, a ptice desni, što bi bio dobar argument da je endotermija u sisavaca i ptica nastala konvergentnom evolucijom. Dijafragma u sisavaca je izrazito važna pri povećanju udisajnog volumena uslijed fizičke aktivnosti (Ruben 1995).

Pri usporedbi visceralnog tkiva štakora i gmazova pod elektronskim mikroskopom uočena je veća gustoća mitohondrija. To govori da je razlika ektoterma i endoterma u pogledu visceralnog tkiva više kvantitativna nego kvalitativna, ovo nije slučaj za crvene mišiće. Crveni mišići sisavaca imaju podjednak broj mitohondrija kao crveni mišići gmazova, ali mitohondriji sisavaca imaju 2-3 puta veću površinu unutarnje mitohondrijske membrane. Do ovakve promjene u mišićima je došlo vjerojatno zato kako se ne bi narušila građa miofibrila i smanjio broj kontraktilnih proteina, jer u suprotnom bi se broj mitohondrija uvelike povećao i zauzeo raspoloživ prostor u sarkoplazmi. Isto tako manji broj mitohondrija je lakše opskrbiti kisikom i hranjivim tvarima, pošto u tom slučaju difundiraju lakše (Ruben 1995).

MEHANIZMI TERMOGENEZE U TKIVIMA

Termogeneza u tkivima se najvećim dijelom temelji na principu bespotrebnog rada kada su dva sustava suprotnog djelovanja istovremeno u pogonu što dovodi do rasipanja znatne količine energije u obliku topline. Najveći doprinos bazalnoj metaboličkoj stopi daje Na/K pumpa u kombinaciji sa staničnom membranom koja je u endoterma vrlo propusna za Na^+ i K^+ ione. Ovaj sustav stvara toplinu svaki put kad ioni prođu kroz membranu niz koncentracijski gradijent i svaki put kad Na/K pumpa hidrolizira ATP u svrhu uspostavljanja kemiosmotskog gradijenta. Na unutarnjoj mitohondrijskoj membrani nalaze se uz lanac transporta elektrona UCP (*uncoupling protein*) proteini koji rade na način da puštaju protone niz koncentracijski

gradijent iz intermembranskog prostora u matriks. Tijekom ovog procesa protoni ne prolaze kroz ATP-sintazu i ne nastaje ATP te se energija koja inače služi za sintezu ATP-a otpušta u obliku topline na lancu transporta elektrona. Protonski gradijent se održava radom kompleksa iz lanca elektronskog transporta kojeg UCP proteini spremno narušavaju pri termogenezi. U mišićnim tkivima, na membrani sarkoplazmatskog retikuluma, nalazi se sarkoplazmatska kalcij ATP-aza SERCA zadužena za pumpanje kalcijevih iona iz sarkoplazme u lumen sarkoplazmatskog retikuluma, uz potrošnju ATP-a. Pri stvaranju topline SERCA kalcijeve ione ne pumpa u lumen sarkoplazmatskog retikuluma već hidrolizom ATP-a stvara toplinu a kalcijevi ioni se vraćaju u sarkoplazmu. Ovaj proces je moguć jedino pri vezanju proteina sarkolipina (SLN) za SERCA pumpu. Ovim procesom količina kalcijevih iona u sarkoplazmi je viša nego u odsutnosti proteina sarkolipina. Isto tako na djelovanje SERCA pumpe utječe i sam sastav lipidne membrane SR-a te sisavci i ptice imaju visoki udio višestruko nezasićenih masnih kiselina (PUFA). Ovaj mehanizam je vrlo bitan za ptice i sisavce koji nemaju smeđe adipozno tkivo. Ovaj proces pridonosi do 25% metaboličke stope mišića pri mirovanju. SERCA pumpa je osjetljiva na hladnoću i odgovara vrlo brzo na nju (Nowack et al. 2017). Ptice imaju drugačiji UCP, koji nema ulogu u propusnosti membrane mitohondrija već samo u termogenezi u mišićima. U riba i gmazova postoje SLN i SERCA ali se ne zna imaju li ulogu u termogenezi. U srčanom mišiću postoji drugačija inačica sarkoplazmatske kalcij ATP-aze, to je SERCA 2a. U hibernirajućih sisavaca uočena je veća količina SERCA 2a pumpe ali nezna se veže li se SLN na nju jer SLN proteina u glodavaca nema (Nowack et al. 2017). Termogeneza drhtanjem se odvija hidrolizom ATP-a, pri kontrakciji mišića antagonističkog djelovanja, ali vidljive promjene tonusa nema, tj. drhtanje nije vidljivo (Lovegrove 2017). Otkriveno je da UCP proteini i transportni lanci elektrona u ptica i sisavaca imaju 13 mitohondrijskih i 76 nuklearnih gena. Općenito, u kralježnjaka, geni uključeni u metabolizam i termogenezu su slični, a razlike u skupinama rezultat su razlika u ekspresiji. Pretpostavlja se da do endoterije stoje male promjene u regulatornim genima, a ne mutacije u mnogobrojnim strukturnim genima (Nespolo et al. 2011).

ZNAČAJ FOSILNIH OTKRIĆA

Većina fizioloških razlika između endoterma i ektoterma uočena je na danas živućim skupinama, dok stanja u prošlosti nisu jasna. Znanja iz fiziologije temelje se na mehanim tkivima koja se ne fosiliziraju, te je stoga teško konstruirati proto-endoterma, no nađeno je

nekoliko osobina koje se mogu povezati s endotermijom. Nosne školjke koje su prisutne u današnjih sisavaca i ptica, sačuvane su u fosilnim ostacima nekadašnjih siavaca i mogućih predaka istih. Te hrskavične tvorbe podržavaju nabore nazalne sluznice koje griju i vlaže zrak pri udisaju, a pri izdisaju zadržavaju vodenu paru u sluznici i tako uvelike smanjuju gubitak vode u životinje. Jedino endotermi imaju tu strukturu, zbog visoke frekvencije disanja pri aerobnoj lokomotornoj aktivnosti, te su slične tvorbe u ektoterma poput gmazova i vodozemaca mnogo manje razvijene i uočljive. Među fosilnim ostacima mogu se primjetiti dva tipa kostiju. Lamelarno zonalne kosti su takve da se na njima mogu uočiti zone prirasta, koje su se taložile različitom brzinom, ovisno o temperaturi i uvjetima u okolišu, te ih se povezuje s ektotermijom, također su slabo vaskularizirane. Fibro lamelarne kosti, pak, predstavljaju suprotnost i povezuju se s endotermima, pošto rastu konstantnom brzinom. Primarni osteoni ostavljaju mrežast izgled srži i bile su vrlo vaskularizirane tj imaju mnogo kanalića kroz koje su išle žile i ogranci živaca. Problem s kostima jest što u nekim slučajevima nisu dobra odrednica, jer postoje kosti sa objema značajkama. Takve su kosti velikih dinosaura, fibro lamelarne uz vidljive zone prirasta zbog njihove inertne homeotermije. Inertna homeotermija je postignuće konstantne tjelesne temperature u vrlo velikih organizama teških preko 1000kg. Njihova tijela kondukcijom ne mogu otpuštati toplinu u okoliš dovoljno brzo da bi se opazila značajna promjena temperature tijela. Na taj način veliki ektotermi se fiziološki doimaju poput endoterma (Ruben 1995).

PITANJE TORPORA

Kao što je u uvodu spomenuto, torpor je inaktivno stanje organizma, često popraćeno smanjenom stopom metabolizma i nižom tjelesnom temperaturom. Torpor se smatra pleziomorfnim svojstvom, što znači da je to svojstvo sisavaca i ptica koji ga imaju još od zajedničkog predka. Sisavci i ptice koje danas smatramo pravim endotermima, mnogo su vjerojatnije endotermni „po potrebi“ tj. u aktivnom stanju, jer torpor je prisutan u velikom broju ptica i u sva tri podrazreda sisavaca. Smatra se da su većina endoterma u biti heterotermni tj. da imaju varijabilnu tjelesnu temperaturu tokom dana ili tokom različitih godišnjih doba. Za razliku od sisavaca koji spremno ulaze u hibernacije, estivacije i torpor, tek jedna vrsta ptica ulazi u duboku hibernaciju. Ptice ulaze u torpor koji je dosta slabiji nego u sisavaca i stoga su mnogo više homeotermne, što znači da je tjelesna temperatura gotovo konstantna (Nowack et al. 2017) (prihvatljiva je fluktuacija od 2°C prema Grigg et al. 2005).

Što se tiče torpora i hibernacije, promatran je kljunati ježak (*Tachyglossus aculeatus*) na lokacijama s različitim klimama u Australiji. Utvrđene su velike fluktuacije tjelesne temperature što tijekom različitih godišnjih doba a što unutar jednog dana. Kljunati ježci ulaze u hibernaciju tijekom hladnih razdoblja koja traju oko dva mjeseca, ulaze i u torpor koji traje od nekoliko dana do tri tjedna, te je fakultativan. Tijekom ovih letargičnih stanja tjelesna temperatura pada sa 32°C na 15°C što ih čini fakultativnim endotermima. Pošto ježci žive u različitim klimatskim područjima, njihova ponašanja se razlikuju, npr. ježci iz vrlo toplih klima su gotovo nokturnalni u usporedbi s jedinkama iz hladnijih krajeva koje su diurnalne. Uočeno je ponašanje slično sunčanju, ali i potpuna endotermija u vrijeme inkubacije jajeta koja traje 2-3 tjedna, pri kojoj je temperaturna fluktuacija vrlo mala 2-3°C. Kljunati ježak predstavlja dobar model prema kojem bi se mogao „konstruirati“ protoendoterm, predak pravih endotermnih organizama (Grigg et al. 2005).

HIPOTEZE NASTANKA ENDOTERMIJE I TROFAZNI MODEL

Ove hipoteze predstavljaju moguće selekcijske pritiske koji su omogućili nastanak pravih endotermnih organizama. Najranija i najopćenitija je termoregulatorna hipoteza, prema kojoj je endotermija nastala pozitivnom selekcijom za stalnu i visoku temperaturu tijela. Kako bi temperatura tijela bila stalna i visoka, nju je omogućila povišena stopa bazalnog metabolizma. Sa stalnom i visokom temperaturom tijela, došle su prednosti poput mogućnosti naseljavanja većeg broja ekoloških niša i duljeg razdoblja aktivnosti, čak i lakšeg preživljavanja u hladnijim uvjetima. Ova hipoteza se više odnosi na predke sisavaca, cinodontne gmazove. (Ruben 1995).

Prema teoriji aerobnog kapaciteta, evolucija sisavaca i ptica išla je u smjeru povećanja aerobnog kapaciteta tj. produžetka aerobne lokomotorne aktivnosti, koja se očituje u izdržljivosti. Izdržljivost i veća količina vremena provedeni u aktivnosti, podržava aktivni aerobni metabolizam koji djeluje u mišićima oksidativnog tipa (crvene boje). Predci sisavaca, pa onda i ptica, su mogli dulje biti u pokretu, dulje loviti plijen, bježati od predatora i braniti veći teritorij. Endotermija je nastupila onda kada se, zbog povišenja aktivnog aerobnog metabolizma, povisila i bazalna metabolička stopa. Poveznica bazalne metaboličke stope i aktivnog aerobnog metabolizma leži u tome što, nakon rutinskih aerobnih aktivnosti, veća stopa bazalnog metabolizma je bila potrebna. Povišena aktivnost visceralnih organa pri odmoru životinje bi trebala skladištiti nutrijente, „napuniti“ izvore energije, ukloniti višak mliječne

kiseline, sintetizirati aminokiseline, proteine i ureu (Ruben 1995). Postoje dvije forme ove hipoteze, koje se odnose na obješnjenje mogućih eksperimentalnih rezultata ispitivanja, a to su slaba i jaka forma. Jaka forma tvrdi da bi trebala postojati koevolucija gena odgovornih za bazalnu metaboličku stopu i aktivnu aerobnu metaboličku stopu, dok slaba tvrdi da je koevolucija ranije u prošlosti postojala, ali da je više nema između te dvije skupine gena (Clarke and Pörtner 2010).

Model asimilacijskog kapaciteta se odnosi na evolucijske prednosti brige za mlade. Aktivniji roditelji mogli su priskrbiti više hrane za svoje mladunce, stopa smrtnosti mladunaca bila bi mnogo manja time što se roditelji više brinu za njih. Mladunci u ovim uvjetima mogu brže rasti, što im omogućuju podmirena veća potreba za energijom tj. hranom i time visoka stopa bazalnog metabolizma. Isto tako, veća aktivnost roditelja zahtjeva još veću potrebu za hranom, što povratno vuče visoke stope bazalnog metabolizma. Pozitivna selekcija za roditeljsku brigu u ovom slučaju, povećava šanse za preživljavanje time što mladunci brže odrastaju a obilježja endotermije kao što su veća potreba za hranom i visoka stopa metabolizma ubrzavaju stopu rasta i razvoja mlade jedinke u odraslu. Prema ovom modelu, endotermija nastaje kao produkt začaranog kruga pozitivne povratne sprege. Ovaj model se drži toga da je naglasak na roditeljskoj brizi za potomke i povećanje bazalne metaboličke stope, zbog veće potrebe za procesiranjem energije a ne zbog veće stope aktivnosti kao u aerobnom kapacitetu. Pretpostavlja se da prema tom modelu predak endoterma bi trebao biti predator a ne herbivor pošto nema smisla donositi hranu mladuncima koje ionako ima u izobilju (Koteja 2000).

Slijedeće su opisane faze endotermije prema trofaznom modelu. Prema ovom modelu endotermija se nije odvijala skokovito ali mogu se izdvojiti tri faze sa specifičnim događajima u evoluciji endotermije u ptica i sisavaca. Ovaj model kombinira više različitih hipoteza i stavlja ih u određeni vremenski okvir osnovan na fosilnim nalazima (Slika 1 prikazuje grafički prikaz ovog modela).

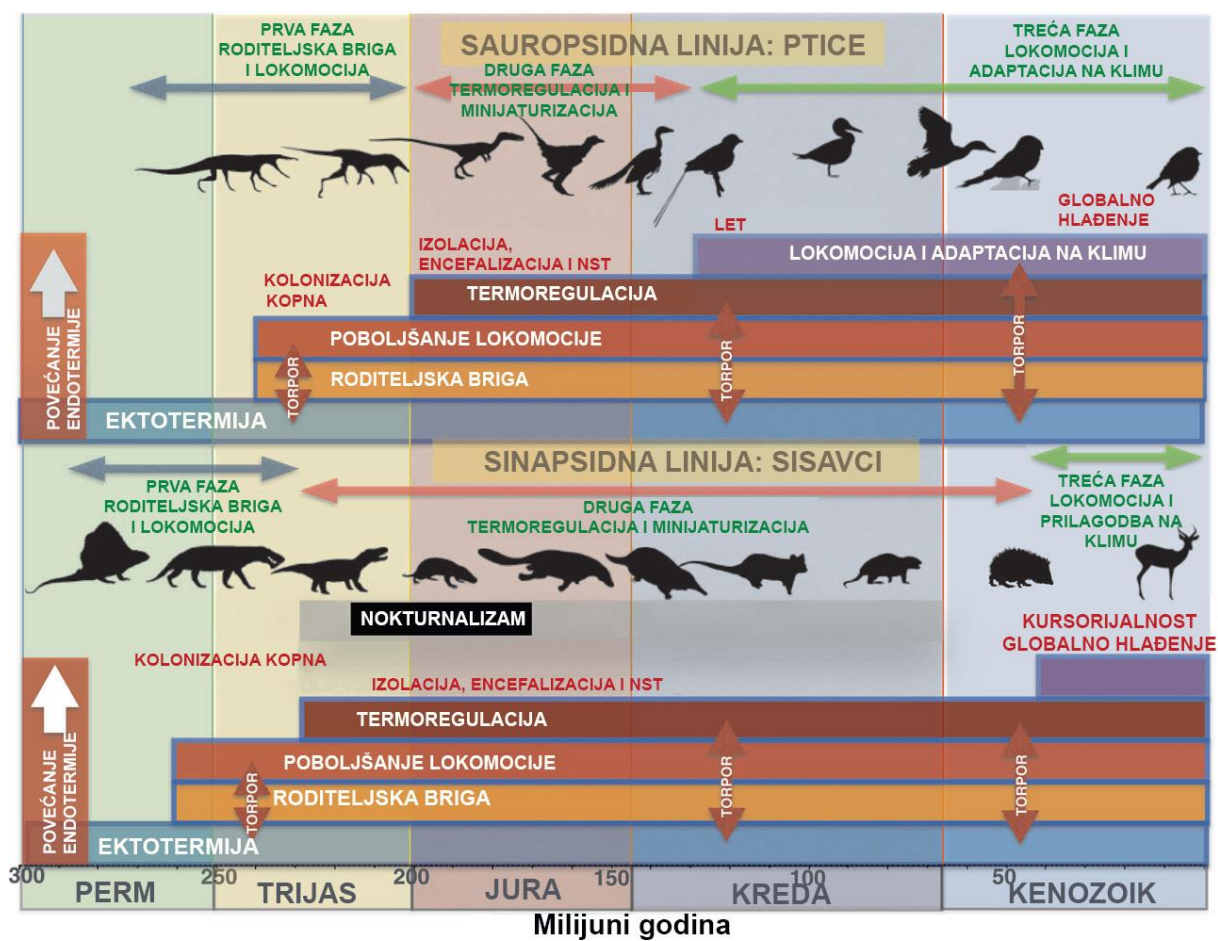
1. Faza: LOKOMOCIJA I BRIGA ZA POTOMSTVO odvijala se tijekom kasnog Perma i Trijasa (prije 300-200mil.god). Klima ovog doba je bila prilično vruća i aridna, udio kisika u atmosferi bio je 13% što je hipoksično u usporedbi s današnjom atmosferom (21%). Kopno u pojasu od 0-30° stpnjeva geografske širine nije bilo naseljeno kralješnjacima zbog izuzetne vrućine. Temperature mora dosezale su 40°C u tropima i postojala su izražena godišnja doba. U liniji sisavaca dolazi do uspravnijeg držanja i pomaka nogu ispod tijela, no to još nije bilo potpuno parasagitalno držanje kakvo se može vidjeti kod današnjih sisavaca. Iz ovog doba nađene su kosti fibro lamelarne građe. Uza

sve to, donja čeljust građena je samo od zubne kosti (*os dentale*), a druge kosti koje su činile čeljust su premještene u srednje uho (*os angulare* i *os quadratum* od kojih u sisavaca nastaju čekić i nakovanj). Ovo u predaka sisavaca omogućuje jači ugriz, dolazi i do stvaranja sekundarnog nepca kako bi se olakšalo disanje za slučaj da su usta puna. Primjer fosila iz ovog doba jest terapsidni gmaz *Lystrosaurus declivis* koji je bio veličine psa, imao razvijene nosne školjke i ukopavao se kako bi izbjegao vrućinu. U ptičjoj liniji *Euparkeria* i *Scleromochlus* su fosili koji pokazuju kursorijalnost i datiraju 250-230mil.god. U ranom Trijasu pripadnici *Dinosauromorpha* su imali veće bedrene mišiće, pneumatičnu kižnu kost i kralješnicu za što se smatra da je poboljšalo njihovu ravnotežu. Tijekom ove faze u predaka sisavaca pretpostavlja se da je došlo do formiranja četverodijelnog srca, ali postoje debate oko toga kada se to moglo dogoditi. Ukoliko su cinodonti imali četverodijelno srce, onda bi postanak takvog srca bio star 250 mil.god. Debate oko datiranja ovog događaja daju moguć vremenski raspon 250-220mil.god. *Crocodylomorpha*, vezani za ptičju liniju, su se pojavili oko 254-215mil.god te se drži da su imali četverodijelno srce. Može se zaključiti da su stope rasta u predaka ptica i sisavaca bile visoke dijelom i zbog toga jer je okoliš onog doba bio poprilično nepredvidiv, tim više što se na granici Perma i Trijasa dogodilo jedno od velikih izumiranja. Kako su predci sisavaca i ptica naseljavali kopno, veličina njihovih mišića se povećavala i pretpostavlja se da su toplinu stvarali pomoću SLN/SERCA sustava i UCP proteinima pri lokomotornoj aktivnosti. Isto tako, pretpostavlja se da su bili sposobni proizvoditi toplinu drhtanjem, kao što to rade *Boidae*, jer *Lepidosauria* i *Archosauria* dijele istog predka. Inkubacija jaja je pomogla kako bi se embrio razvijao brže na višoj i konstantnoj temperaturi pruženoj od strane roditelja. Cinodonti su također inkubirali jaja, ali pošto njihova jaja nisu imala čvrstu ovojniciu i time bi puno lakše gubila vodu, pretpostavlja se da su cinodonti inkubirali jaja kako bi spriječili dehidraciju embrija.

2. Faza MINIJATURIZACIJA, TERMOREGULACIJA i EKOMORFOLOŠKA DIVERZIFIKACIJA tijekom kasnog Trijasa i Jure. Tokom ove faze predci ptica i sisavaca s vremenom postaju sve manji i manji. Fosilni ostaci pokazuju da su se predci sisavaca, od terapsida veličine psa smanjivali preko cinodonta do najstarijeg mamaliforma *Morganocodon* koji je težio 27g dok je najmlađi *Hadrocodium* imao 2g. U ptica se dogodilo isto, njihov raniji predak *Tetanurae* težio je oko 160kg preko manjih bipedálnih dinosaura do skupine *Avialae* čiji pripadnici su prvi poletjeli i bili su lakši od 1kg. Pretpostavlja se da je minijaturizacija potakla evoluciju izolacijskih sustava u sisavaca i ptica, poput krzna i perja, kako sitni endotermni organizmi nebi kondukcijom gubili

toplinu svog tijela. Najstariji fosilizirani predak sisavaca sa krznom je *Casterocauda lutrasimilis*. Predak ptica *Sciurumimus albersdoerferi* imao je na licu i bazi repa tvorbe nalik četinama za koje se smatra da su prethodile perju. Isto tako, u fosila vrsta *Morganocodon* i *Hadrocodon* uočena je veća glava u odnosu na tijelo, što je trend uočen i u mlađih predaka sisavaca i ptica. U predaka ptica ta tendencija je uočena kroz tri vala u pripadnika *Maniraptora*, preko *Paraaves* do *Aves*. Veći volumen mozga zahtijevao je veću potrošnju energije i koreliran je s povišenjem bazalne metaboličke stope. Povećanje mozga u sisavaca pomoglo je procesiranju viđenog i doživljenog pri nokturalnom načinu života a u ptica je poboljšalo koordinaciju prednjih udova za let. Predci sisavaca za razliku od ptica tokom ove faze postali su nokturalni i zauzeli su arborealne niše. Za razliku od velikih dinosaura, predci sisavaca i ptica nisu prestali s divergencijom i osvajanjem novih ekoloških niša. Pretpostavlja se da predci sisavaca nisu samo bili „istjerani“ od strane velikih dinosaura u noć već da su to učinili dijelom zbog održavanja optimalne temperature spermatogeneze. Predci sisavaca nisu imali vanjske vanjske mošnje te zbog visokih dnevnih temperatura kondukcija viška topline tijela u okolinu nije bila laka. Spermatogeneza u predaka ptica nebi bila na udaru jer su mužjaci homogametan spol. Isto tako s vremenom su izgubili obrazac ponašanja koji bi im pomogao da se ohlade kada bi bilo vruće kao što je bio slučaj kod cinodontnih gmazova koji su imali podzemne jazbine. S druge strane nokturalni predci sisavaca su razvili različite načine kretanja među krošnjama uključujući skakanje i lebdenje, te se može reći da su se najstariji predci ponašali poput vjeverica. U kasnom Trijasu većina predaka sisavaca je nokturalna i ostaju nokturalni sve dok se u Kenozoiku neke grupe sisavaca nisu vratile diurnalnom načinu života. Predci ptica su tokom ove faze uspjeli od dvonožnog hoda doći do lebdenja i leta.

3. Faza LOKOMOCIJA I ADAPTACIJA NA KLIMATSKE PROMJENE tokom Krede i Kenozoika. Klima nakon Krede postaje znatno hladnija, u Kenozoiku neke skupine sisavaca postaju diurnalne. Neke su potpuno kursorijalne tj. prilagođene za dugotrajno trčanje, a noge su položene okomito ispod tijela te su razvili različite načine kretanja: digitigradno (na prstima, peta ne dotiče tlo), unguligradno (na noktima prstiju, pomoću kopita) i plantigradno (cijelo stopalo dotiče tlo). Sisavci dobivaju vanjske mošnje što im je dopustilo povišenje tjelesne temperature. Endotermi u hladnim i visokim predjelima imaju veću bazalnu metaboličku stopu od onih u toplim i nižim predjelima, isto tako ptice letačice imaju mnogo veću metaboličku stopu od neletačica. Ptice tokom ove faze poprimaju izgled poput današnjih, pojavljuje se triosealni kanal koji olakšava kontrakciju i učinkovitost letnih mišića, prsna kost sa grebenom u letačica, skraćen rep tj. pigostil.



Slika 1: Grafički prikaz trofaznog modela. NST - non shivering thermogenesis termogeneza bez drhtanja

ZAKLJUČAK

Sisavci i ptice imaju stalnu tjelesnu temperaturu i u mogućnosti su provesti puno više vremena u kretanju, ali zahtjevaju i mnogo veći unos energije. Ovo endoterme jako razlikuje od ektotermnih životinja, čak i od njihovih predaka od kojih su se počeli razlikovati u Mezozoiku. Činjenica da se svi sisavci i ptice na neki način brinu za svoje mladunce je vrlo zanimljiva pokretačka ideja evolucije endotermije, tim više što kljunati ježci i zmije porodice pitona pri inkubaciji jaja neko vrijeme postižu homoiotermiju. Odstupanja od endotermije kao što su torpor, hibernacija i estivacija te pretpostavka da su ova stanja pleziomorfna (svojstva prisutna i u zajedničkog predka) svim endotermima ima smisla pošto jednootvori, tobolčari i placentalni sisavci ulaze u njih, iako ptice ulaze u manje ekstremne inačice istih. Torpor, hibernacija i estivacija su stanja koja pomažu u preživljavanju nepovoljnih uvjeta i uvelike smanjuju potrebe za unosom energije. Smatra se da su ova inaktivna stanja razlog preživljavanja predaka današnjih sisavaca i ptica na kraju Perma i Krede, kada su bila izumiranja. Trofazni model stavlja dosta velik naglasak na brižno roditeljstvo. Ovaj model uključuje i druge moguće selekcijske pritiske, koji su s vremenom doveli do današnjeg stanja. Sam autor Lovegrove je napisao da treba izbjegavati hipoteze koje daju samo jedan razlog za evoluciju nekog svojstva ili skupine. Takva tvrdnja ima smisla zato što se evolucija neprestano odvija, a ekološki odnosi između različitih vrsta su vrlo kompleksni. Iako je prošlost izgledala drugačije od današnjice, nije bila ništa manje kompleksna u svojim putovima i evoluciji vrsta. Promjenama koje uočavamo danas u nekih vrsta ne možemo pripisati jednoj vrsti selekcije, a još je manje vjerojatno da je tok evolucije u prošlosti usmjeren na taj način. Zbog toga je trofazni model uvjerljiv jer nudi više uzastopnih selekcijskih pritisaka koji su oblikovali sisavce i ptice kao endotermne organizme.

LITERATURA

- Clarke, Andrew, and Hans Otto Pörtner. 2010. "Temperature, Metabolic Power and the Evolution of Endothermy." *Biological Reviews* 85 (4): 703–27.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00122.x>.
- Grigg, Gordon C., Lyn A. Beard, and Michael L. Augee. 2005. "The Evolution of Endothermy and Its Diversity in Mammals and Birds." *Physiological and Biochemical Zoology* 77 (6): 982–97. <https://doi.org/10.1086/425188>.
- Koteja, Paweł. 2000. "Energy Assimilation, Parental Care and the Evolution of Endothermy." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267 (1442): 479–84.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1025>.
- Lovegrove, Barry G. 2017. "A Phenology of the Evolution of Endothermy in Birds and Mammals." *Biological Reviews* 92 (2): 1213–40. <https://doi.org/10.1111/brv.12280>.
- Nespolo, Roberto F., Leonardo D. Bacigalupe, Christian C. Figueroa, Paweł Koteja, and Juan C. Opazo. 2011. "Using New Tools to Solve an Old Problem: The Evolution of Endothermy in Vertebrates." *Trends in Ecology and Evolution* 26 (8): 414–23.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.04.004>.
- Nowack, Julia, Sylvain Giroud, Walter Arnold, and Thomas Ruf. 2017. "Muscle Non-Shivering Thermogenesis and Its Role in the Evolution of Endothermy." *Frontiers in Physiology* 8 (NOV): 1–13. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00889>.
- Ruben, J. 1995. "The Evolution of Endothermy in Mammals and Birds: From Physiology to Fossils." *Annual Review of Physiology* 57 (1): 69–95.
<https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.57.1.69>.

SAŽETAK

Sisavci i ptice su pravi endotermni organizmi što znači da drže tjelesnu temperaturu konstantnom. Zbog ovoga se fiziološki i anatomske znatno razlikuju od ektotermnih organizama, čija tjelesna temperatura ovisi o temperaturi okoliša. Isto tako, dosta endoterma pomoću torpora ili hibernacije znatno odstupa od endotermije jer torpor dovodi do velikih promjena u tjelesnoj temperaturi. U ovom radu obrađene su anatomske i fiziološke razlike endoterma i ektoterma te je opisan torpor i moguća hipoteza nastanka istog u endoterma. U radu navedene su hipoteze nastanka endotermije i trofazni model. Trofazni model kombinira različite hipoteze i smješta ih u vremenski okvir, te na taj način opisuje evolucijski tijek nastanka endotermije potpomognut paleontološkim nalazima.

SUMMARY

Mammals and birds are true endothermic organisms which means that they maintain constant body temperature. They have physiological and anatomic differences from ectothermic organisms whose body temperature depends on ambient temperature. At the same time a lot of endotherms tend to enter torpor or hibernation which is considered as abandonment of endothermy due to big changes in body temperature. In this paper anatomic and physiological differences between endotherms and ectotherms are reviewed, along with the description of torpor and a hypothesis of its occurrence in endotherms. In this paper, I also presented hypotheses regarding the evolution of endothermy and a triphasic model which combines different hypotheses and puts them in a time frame in order to describe evolution of endothermy supported by current paleontological data.